

Ueber den Farbenwechsel bei Forellen.

(Ein Beitrag zur Pigmentfrage).

Von

Dr. phil. **Albert Schöndorff**, Thierarzt
aus Mülheim a. d. Ruhr (Rheinpr.)

Hierzu Tafel XXII.

Einleitung.

Die gelegentliche Beobachtung eines Farbenwechsels bei Forellen veranlasste mich, den Grund für diese Thatsache genauer zu erforschen. Ich hatte gesehen, dass Forellen, die in einem dunklen Raume gehalten worden waren, sich wesentlich durch ihre Farbe von solchen unterschieden, die dem Tageslichte ausgesetzt waren. Während nämlich die letzteren ihre normale Farbe, die ich im nächsten Abschnitt ausführlicher beschreiben werde, beibehielten, zeigten andere, die im Dunklen gehalten und nicht von der Sonne beschienen wurden, einen auffallenden Unterschied ihrer Färbung. Die Fische waren vollständig abgeblasst und erschienen heller als gewöhnlich. Schwerlich hätte weder ein Sachverständiger noch ein Laie die Fische ohne Weiteres für Forellen halten können. Jedenfalls erhellt daraus, wie wenig massgebend verschiedene Nuancierung für die Eintheilung der Forellen in so viele Subspecies ist. Gleichzeitig beschloss ich das Verhalten der Oberhaut gegenüber verschiedenen andern Farben zu untersuchen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Sommersemester 1902 und im Wintersemester 1902/03 im zoologischen Institut der Universität Bern angefertigt. Ich möchte hier einer grossen Verpflichtung gegenüber Herrn Professor Dr. Theophil Studer nachkommen für das lebhafteste Interesse, welches er für meine Untersuchungen gezeigt hat, für die hilfreichen Anleitungen und für die unschätzbare Unterstützung in genauer Ausübung der Methoden. Die Arbeit beschäftigt sich hauptsächlich mit der Veränderlichkeit des Pigments in der Oberhaut, d. h. mit der histologischen Untersuchung der der

Färbung der Forelle zu Grunde liegenden Formelemente, der Chromatophoren, und liefert gleichzeitig einige Beiträge zur Entwicklung des Pigments.

Material und Methode.

Mein Hauptmaterial lieferte mir die in der Schweiz gewöhnlich vorkommende Bachforelle, *Salmo jario*. Ich lasse hier eine genaue Beschreibung der normal gefärbten Forelle folgen: Die Rückenfarbe der Forellen ist gewöhnlich olivengrün, welche Farbe je nach dem Lichteinfluss bald heller, bald dunkler auftritt. Die Seiten des Leibes schimmern messinggelb, welche Farbe sich bis zum Bauch herabzieht und hier in eine grau-schimmernde übergeht. Kopf, Rücken und Seiten sind mit schwarzen, runden Punkten besetzt, zwischen welchen an den Seiten hellrothe runde Punkte eingestreut sind. Ausserdem sind eine Reihe grösserer kreisförmiger Flecke, die schwach dunkel gefärbt sind, an den Seitenflächen zu sehen. Die paarigen Flossen und die Afterflosse zeigen stets eine weingelbe Färbung, die aber häufig durch schwarze Pigmentirung bald mehr bald weniger getrübt sein kann. An den Bauchflossen und der Afterflosse fällt der Vorderrand oft durch eine milchweisse Färbung auf. Die dunkle Rückenflosse trägt viele schwarze Punkte, denen oft auch rothe Punkte beigemischt sind; die Afterflosse ist meistens mit schön rother Farbe geschmückt. Zuweilen erscheint auch die dunkle Schwanzflosse schwarz und roth gefleckt. Die schwarzen und rothen Punkte der Forellen variiren in Zahl und Anordnung ausserordentlich. Im Sommersemester 1902 erhielt ich zwei Exemplare, von denen ich eins abtötete, indem ich es in eine einprocentige Chromsäurelösung warf, um dadurch gleichzeitig die Chromatophoren zu fixiren. Nach 24 Stunden entnahm ich die Forelle der Chromsäure, präparirte einige Hautstücke ab und begann dieselben in Alkohol auszuwaschen, und zwar mit einer sehr dünnen etwa 10⁰/₀-igen Lösung. Allmählich steigerte ich die Alkohol-Konzentration und legte die Haut der Reihe nach je 24 Stunden in 50-, 70-, 80-, 96⁰/₀-igen und schliesslich absoluten Alkohol. Gleichzeitig hatte ich einige Hautstücke gefärbt, um neben der ungefärbten Haut auch gefärbte zum Vergleich heranziehen zu können. Ich hatte zu diesem Zwecke Theile der Haut nach dem Auswaschen mit der 10⁰/₀-igen Alkohollösung in Picrocarmin bezw. Alauncarmin gelegt und die erforderliche Zeit darin belassen. Alsdann wurde sie in der bereits angegebenen Weise gehärtet. Zur Einbettung der Hautstücke benutzte ich Paraffin und zwar eine Mischung aus hartem und weichem, nachdem ich jene vorher noch 24 Stunden lang in Xylol gelegt hatte. Nach 5- bis 8-tägigem Aufenthalte im Brutschrank bei etwa 45° C. goss ich die Haut aus, um Schnitte herzustellen. Bereits beim Anlegen der ersten Schnitte zeigte sich,

dass die Fischhaut sehr schwer zu schneiden war. Dieselbe hatte sich in dem Paraffin sehr stark aufgerollt und fiel fast jedesmal aus dem Paraffinring heraus. Die Schnitte selbst mussten ziemlich dick gemacht werden, weil sonst die Haut zugleich mit dem Paraffin zerbröckelte, bevor man sie noch auf den Objektträger, der mit einer Mischung von Collodium und Nelkenöl (1:2) bestrichen war, gebracht hatte. Die natürliche Folge davon war, dass diese Präparate wenig instruktiv waren; nur mit Mühe liess sich Epidermis und Cutis erkennen, während die Schuppentaschen mit ihren Schuppen nicht zu sehen waren. Pigment trat nur in undeutlichen Schollen und Klumpen hervor, während einzelne Chromatophoren nur selten zu unterscheiden waren. Ausserdem war die Färbung eine so homogene, dass diese Methode sich als durchaus unbrauchbar erwies. Im Oktober 1902 hatte ich Gelegenheit, eine Arbeit des Herrn Professors Strong (55) „The Development of the definitive Feather“ zu lesen, worin verschiedene Methoden angegeben waren, die ich für meine Präparate anzuwenden beschloss. Als bei weitem geeignetste fand ich folgende: Nachdem ich die Forelle zwecks Abtötung in eine 15%-ige Formaldehydlösung gebracht hatte, präparierte ich die Haut ab und legte sie zum Fixiren in Picrin-Schwefelsäure nach Kleinenberg, in welcher ich sie etwa 5 Stunden belies. Alsdann brachte ich das Material in 70%-igen Alkohol, dem 90%-iger folgte. Dazu bedurfte es 10–12 Tage mit häufigem Wechsel des Alkohols, um alle Spuren der Picrin-Schwefelsäure zu entfernen. Die vollständige Entwässerung wurde durch Einlegen in absoluten Alkohol für die Dauer von 24 Stunden bewirkt. Zum Aufhellen und Einbetten habe ich die Chloroform-Methode als die bei weitem beste gefunden, weil wenigstens dabei die Schnitte ziemlich gut in in dem Paraffinring haften blieben. Ich brachte daher das Material aus dem absoluten Alkohol ungefähr 5 Stunden in Chloroform, dann in weiches Paraffin, dem ich etwas Chloroform zugesetzt hatte und setzte es bei einer Temperatur von 40–45° C. etwa 2 Tage lang in den Brutschrank. Von hier aus brachte ich die Haut in hartes Paraffin und hielt sie 24 Stunden hindurch bei einer Temperatur von ca. 57° C. Die Schnitte wurden vermittelt des Zimmermann'schen Microtoms in einer Dicke von durchschnittlich 5 μ angelegt. Die Färbung der Präparate, die auf dem Objektträger durch Mayers Fixireiweiss festgehalten wurden, geschah auf folgende Weise. Ich brachte den Objektträger sammt den darauf befindlichen Schnitten in ein Gefäss mit Hämatoxylin, das ich zwar mit der Hälfte 70%-igen Alkohols verdünnt hatte für die Dauer von 3–4 Minuten; alsdann spülte ich eventuell überschüssiges Hämatoxylin mit 70%-igem Alkohol ab und brachte den Objektträger etwa 15–20 Sekunden in ein Gefäss mit 70%-igem Alkohol, dem einige Tropfen einer gesättigten Lösung von Eosin in 70%-igem Alkohol zugefügt waren. Darauf hielt ich den Objektträger kurze Zeit über eine Flamme zwecks Auflösung des Paraffins; zum vollständigen Entfernen desselben setzte ich noch Xylol zu und legte

jetzt die Schnitte in Canadabalsam. Durch diese Doppelfärbung wurden die einzelnen Gewebe sehr klar veranschaulicht und vor allem die Pigmentzellen sehr schön demonstrirt.

Eigene Versuche.

Bevor ich auf die Resultate dieser Versuche eingehe, werde ich mir erlauben, eine Beschreibung über die Haltung der Fische zu geben. Den Aufenthaltsort bildete ein Doppelbassin aus Glas, d. h. ein kleineres Bassin, das zur Aufnahme der Forelle diente, wurde in ein ähnliches grösseres Bassin, in dem sich die gefärbte Flüssigkeit befand, hineingesetzt. Das innere Bassin stand mit einer Wasserleitung in Verbindung, um einen ständigen Zufluss frischen frischen Wassers, dessen die Forellen stets bedürfen, zu ermöglichen. Gleichzeitig führte von diesem inneren Bassin ein Heber nach aussen, so dass ein Ueberfließen verhütet wurde. Das Ganze wurde durch eine jeweilig der Flüssigkeit entsprechend gefärbte Glasplatte verschlossen.

Forelle I.

A. Makroskopischer Befund.

Eine junge Forelle, die vorher dem Tageslichte ausgesetzt war, zeigte folgende Färbung: Auf der Oberseite des Kopfes und dem Rücken bis zur Rückenflosse war die Farbe eine dunkelgrüne bis schwarze, von der Rückenflosse bis zur Schwanzspitze war sie grünlichgelb; im letzteren Theil waren die typischen schwarzen Punkte deutlich zu erkennen. An beiden Seitenflächen sah man die dunklen silberglänzenden Flecke sich längs der Seitenlinie hinziehen und in dieser sowie oberhalb und unterhalb die normalen schwarzen und rothen Punkte klar hervortreten. Die Bauchfläche war messinggelb, die Iris gelblichweiss gefärbt.

B. Mikroskopischer Befund.

Bei den Schnitten durch die seitlichen Hautpartien erhielt ich ein Bild, welches das Pigment in grossen scholligen Massen in den untersten Schichten der Cutis zeigte, während man im Bereiche der Epidermis nur wenig Pigment resp. nur ganz vereinzelte Chromatophoren, und auch diese nur stark kontrahirt, antraf (Fig. 1). Dagegen sah man bei den durch die Rückenhaut gelegten Schnitten die Cutis nur wenig mit Pigment ausgestattet, während die Epidermis reichlich Chromatophoren zum Theil mit deutlichen Fortsätzen aufwies (Fig. 2). Bei einigen Präparaten fand ich Ausläufer, die von der Cutis aus büschelförmig sich verzweigend in Strahlen zur Epidermis liefen. Bei genauerer Untersuchung konnte man erkennen,

dass diese Strahlen sich aus einzelnen Pigmentkörnchen zusammensetzten (Fig. 2a). In der Haut der Bauchfläche fand ich nur wenig Pigment, und zwar lagen in der Epidermis vereinzelte Chromatophoren in ziemlich grossen Zwischenräumen, einige waren kontrahirt, einige mit Ausläufern versehen. In der Cutis lag kein Pigment (Fig. 3).

Forelle II.

A. Makroskopischer Befund.

Dieselbe hatte mehrere Wochen in einem Bassin zugebracht, das mit Methylenblau dunkelblau gefärbt war. Als ich die Forelle dem Wasser entnahm, hatte sie folgende Färbung: Kopf und Rücken waren dunkel und mit zahlreichen tiefschwarzen Punkten versehen. Die Seitenpartien waren dunkelgelb gefärbt; die schwarzen Punkte traten hier nicht so deutlich hervor, wie auf dem Rücken. Die rothen Punkte waren ziemlich klein und schienen abgeblasst, so dass die Farbe eher rosaroth als roth war. Die Bauchfläche war messinggelb, die Iris gelblich gefärbt.

B. Mikroskopischer Befund.

Vorausschicken muss ich, dass die histologische Untersuchung keinen wesentlichen Unterschied von der der normalen Forelle ergab. Bei den Schnitten durch die Seitenpartien zeigten sich in der Epidermis nur vereinzelte Chromatophoren, die kugelig und ohne Ausläufer waren, während die Cutis in grossen Mengen Pigment enthielt. Bei den Schnitten aus der Rückenhaut fand ich, dass die Cutis meistens von einer dünnen Pigmentschicht abgegrenzt war, während die Epidermis mit zahlreichen Pigmentmassen resp. Chromatophoren, die haufenweise und dicht aneinanderlagen, ausgestattet war. Die Haut der Bauchfläche war wie die der normalen Forelle beschaffen.

Forelle III.

A. Makroskopischer Befund.

Dieser Fisch war längere Zeit in einem mit Chromsäure gelb gefärbten Bassin gehalten worden. Die Farbe desselben beim Entnehmen aus dem Wasser war sehr verändert. Der Kopf sowohl wie der ganze Rücken waren tiefschwarz, desgleichen waren beide Seitenflächen in ihrem vorderen Theil sehr dunkel, in ihrem hinteren Theil eine geringe Schattirung heller gefärbt. Besonders möchte ich noch hervorheben, dass die ganze Bauchseite inclusive der Kehlfäche tiefschwarz gefärbt war. Nur in der Gegend der Schwanzflosse war die Farbe dunkelgelb. Infolge dieser allgemeinen dunklen Färbung traten die rothen Punkte deutlich hervor, während die schwarzen grösstenteils mit einander verschmolzen waren und so

die Farbe der ganzen Forelle gleichmässig schwarz erscheinen liessen. Die Iris war dunkelgelb.

B. Mikroskopischer Befund.

Bei den Präparaten aus der Seitenfläche fand ich in der Epidermis die Chromatophoren aneinander gelagert und eine Reihe bildend; sie stellten gewissermassen eine fortlaufende Pigmentschicht dar, und nur einzelne liessen Ausläufer erkennen. In der Cutis war das Pigment als fortlaufender dünner Strang zu sehen (Fig. 4). Bei den Schnitten, die aus der Rückenhaut hergestellt waren, fand ich in der Epidermis eine strangförmige Pigmentmasse, die sich aus mehreren Reihen hintereinander liegender Chromatophoren darstellte. In der Cutis waren nur vereinzelt Chromatophoren, die in ziemlich grosser Entfernung voneinander lagen (Fig. 5). In der Epidermis der Bauchhaut fand ich einen ziemlich breiten Strang von Pigment, der sich aus einzelnen Chromatophoren zusammensetzte, während in der Cutis eine riesig dicke schollige Pigmentschicht lag (Fig. 6).

Forelle IV.

A. Makroskopischer Befund.

Zu diesem Versuche wurde ich durch folgende Beobachtung veranlasst. Ich hatte gesehen, dass eine Forelle, die ich in einem Wasserbassin hielt, welches auf einem mit Zink beschlagenen Tische stand, nach einigen Tagen auf der Bauchseite fast vollständig den Farbenton des Zinks angenommen hatte. Um nun den Fisch von allen Seiten einer ähnlichen Beleuchtung auszusetzen, beklebte ich das Bassin ringsherum mit Staniol und liess nur von oben das Tageslicht eintreten. Als ich dann nach einigen Wochen die Forelle herausnahm, zeigte sie folgende Färbung: Sie war im allgemeinen sehr blass, fast weiss gefärbt. Die Rückenpartie war blassgelb, die hier auftretenden sonst schwarzen Punkte erschienen braun. Die Seitenflächen waren weiss mit einem Stich ins Gelbliche; dagegen traten die rothen Punkte klar und deutlich hervor. Die für gewöhnlich vorhandenen dunklen Flecke an den Seiten waren fast gar nicht oder nur sehr schwer zu erkennen. Die untere Seite, d. h. Bauch- und Kehlfläche waren silberglänzend, fast weiss. Die Iris hatte eine weisse Färbung.

B. Mikroskopischer Befund.

Bei den Schnitten durch die Seite fand ich in der Epidermis und zwar nur in den tiefsten Schichten derselben, etwaige Chromatophoren, die in grossen Zwischenräumen liegend bis auf ein Minimum zusammengeschrumpft waren. Die oberflächlichsten Epidermisschichten waren vollständig pigmentlos. Die Cutis enthielt

auch nur wenige Chromatophoren, die zum grossen Theil stark kontrahirt waren und nur selten geringe Ausläufer trugen (Fig. 7). Wenngleich sich bei der Rückenhaut mehr Chromatophoren in der Epidermis zeigten, so waren sie hier ebenfalls stark zusammengeschrumpft; dasselbe Verhältniss bestand in der Cutis (Fig. 8). Die Haut der Bauchseite zeigte in den tiefsten Schichten der Epidermis nur hier und da eine einzelne Pigmentzelle, die vollständig kontrahirt war; auch die Cutis hatte nur vereinzelt, wenn auch ein wenig grösser erscheinende Chromatophoren aufzuweisen (Fig. 9).

Forelle V.

A. Makroskopischer Befund.

Eine Forelle, die längere Zeit in einem Bassin zugebracht hatte, welches von allen Seiten, auch von oben, mit tiefschwarzem glanzlosem Papier verklebt war, hatte folgende Färbung angenommen: Kopf und Rücken waren gleichmässig dunkel gefärbt, liessen aber die schwarzen Punkte deutlich erkennen. Die beiden Seitenflächen waren in ihrem oberen Theil dunkelgrün und ihrem unteren blassgrün bis gelb gefärbt. Während die schwarzen Punkte klar hervortraten, waren die rothen Punkte nur vereinzelt sichtbar und erschienen sehr klein. Dagegen zeigte die Bauchfläche eine vollständig weisse Farbe; die Iris war dunkelgelb.

B. Mikroskopischer Befund.

Bei den Schnitten durch die Seitenfläche sah man in der Cutis ziemlich viele Chromatophoren dicht neben einander liegen meist in kontrahirtem Zustande, einige auch mit schwachen Ausläufern versehen. In der Epidermis lag nur hier und da eine Pigmentzelle ohne deutliche Ausläufer. Bei den Präparaten, die aus der Rückenhaut hergestellt waren, lagen in der Cutis wenige Chromatophoren von geringer Grösse und mit kleinen Ausläufern, in der Epidermis aber viele dicht aneinander gereihte Chromatophoren, die zum Theil sehr starke Ausläufer hatten. Die Schnitte durch die Haut der Bauchfläche zeigten sich in der Cutis wie Epidermis vollständig pigmentlos (Fig. 10). Ich möchte bereits hier darauf hinweisen, dass die Theorie von der Anpassung als eine falsche betrachtet werden darf. Trotzdem das Bassin vollständig vom Lichte abgeschlossen und der Boden intensiv schwarz war, war die Bauchfläche schneeweiss gefärbt und zeigte sich durchaus pigmentlos. Eher liesse sich mit Krukenberg (28) behaupten, dass diese Färbung durch den Schwund des Pigments herbeigeführt wurde, mag nun der Farbstoff an Ort und Stelle zerstört oder durch Resorption entfernt werden.

Forelle VI.*A. Makroskopischer Befund.*

Eine Forelle, die einige Wochen lang rothen Lichtstrahlen ausgesetzt war, zeigte beim Abtöten fast dieselbe Färbung, die sie bei dem Einbringen in das Bassin hatte. Ich habe mehrere Forellen in rothen Bassins gehalten, die ich mit den verschiedensten rothen Farbstoffen gefärbt hatte, habe aber niemals eine wesentliche Veränderung konstatiren können. Der Fisch hatte daher so ziemlich seine normale Farbe beibehalten. Der Rücken erschien dunkel und war dicht mit schwarzen Punkten besetzt. Die Seitenflächen waren in ihrer unteren Partie auffallend grün. Die rothen und schwarzen Punkte waren ebenso wie die dunklen Flecke deutlich zu erkennen. Die Bauchfläche war grau, die Iris schwarz gefärbt.

B. Mikroskopischer Befund.

Die Schnitte durch die Seitenpartie zeigten in der Epidermis die Chromatophoren in ein bis zwei Reihen in Zwischenräumen neben einander liegend; einzelne von ihnen trugen kleine Ausläufer. In der Cutis waren sie zahlreicher, so dass sie eine fortlaufende Pigmentschicht bildeten. Die Präparate aus der Rückenhaut hatten folgendes Ergebnis: In der Epidermis lag eine Pigmentschicht, die sich aus dicht aneinander gereihten, stark kontrahirten Pigmentzellen zusammensetzte; an einigen Stellen trugen die Chromatophoren kleine Ausläufer und lagen haufenweise. In der Cutis waren nur wenige Pigmentzellen. Die Untersuchung der Bauchhaut ergab, dass die Epidermis ebenso wie die Cutis mit nur wenigen stark zusammengezogenen Chromatophoren versehen war. Alles in allem also zeigte diese Forelle keine wesentliche Abweichung, woraus hervorgeht, dass die rothen Lichtstrahlen keinen Einfluss auf das Chromatophorenspiel auszuüben vermögen.

Forelle VII.*A. Makroskopischer Befund.*

Eine Forelle, die ich längere Zeit in einem mit Anilingrün gefärbten Bassin gehalten hatte, war auf dem Rücken sehr dunkel, liess aber die schwarzen Punkte deutlich erkennen. Die Seitenflächen waren in ihrer oberen Partie dunkelgrün gefärbt, während sie in ihrem unteren Theile eine chromgelbe Farbe zeigten. Die grossen dunklen Flecke ebenso wie die schwarzen und roten Punkte traten klar zu Tage. Die Bauchfläche war grau, die Iris schwarz gefärbt.

B. Mikroskopischer Befund.

Die Schnitte durch die Seitenfläche ergaben folgendes Bild: In der Cutis lag das Pigment in grossen Mengen, in der Epidermis

waren nur wenige Chromatophoren, meistentheils stark kontrahirt, nur einige wiesen kleine Ausläufer auf. Die Schnitte aus der Rückenhaut hatten in ihrer Cutis wenig zusammengezogene Pigmentzellen; die Epidermis dagegen war direkt mit Chromatophoren besetzt, die in Haufen zusammenlagen und von denen die einen kontrahirt, die andern mit Ausläufern versehen waren. Die Präparate aus der Bauchhaut hatten in der Cutis fast gar kein Pigment; in der Epidermis, und zwar in den untersten Schichten derselben, lagen einzelne stark kontrahirte Pigmentzellen in grossen Zwischenräumen von einander. Wie also schon der makroskopische Befund voraussehen liess, hatten die grünen Strahlen keinen Einfluss auf die Chromatophoren auszuüben vermocht.

Da ich verschiedene Behauptungen in der Litteratur gefunden hatte, die besagten, dass die Chromatophoren mit Nerven in Verbindung stünden, entschloss ich mich, einige Versuche hierüber anzustellen. Einzelnen Autoren, wie Solger (53) war es gelungen, bei Cephalopoden, denen er intra vitam Methylenblau injicirte, diesbezügliche günstige Resultate zu erlangen. Ich benutzte zu meinen Experimenten dieselben Forellen, die ich bei den übrigen Versuchen gebraucht hatte, und zwar jüngere und ältere Fische. Diesen wurde $\frac{1}{2}$ —1 cm³ einer Mischung, die zu gleichen Theilen aus Methylenblau ($\frac{1}{2}$ 0/0-ig) und physiologischer Kochsalzlösung bestand, subcutan injicirt, und zwar geschah dies auf folgende Weise. Ich fing die Forelle in einem Netz, welches ich in das Bassin hineinhängen liess, damit der Fisch ständig unter Wasser bleiben konnte; dann umfasste ich mit der linken Hand das Netz zugleich mit der Forelle, indem ich eine Seite an die Oberfläche des Wassers brachte und mit der rechten Hand die Injektion ausführte. Alsdann belies ich die Forelle weitere 2—4 Stunden in dem Bassin und tötete sie darauf unter Wasser ab, indem ich durch einen Scherenschnitt den Kopf vom Rumpfe trennte. Ich präparierte jetzt die Haut an der Injektionsstelle ab und untersuchte sie so, dass ich Schnitte aus freier Hand machte. Da nun die Fischhaut infolge der Schuppen sehr schwer zu schneiden war, benutzte ich hierzu eine sogenannte Klemmleber, die ich zu diesem Zwecke in Formalinlösung gehärtet hatte, und zwischen welche ich die Haut einklemmte. Trotzdem es mir gelang, möglichst feine Schnitte zu erhalten, war es mir nicht möglich, irgend eine Verbindung zwischen Nerven und Chromatophoren festzustellen. Ich habe diese Versuche mehrere Male wiederholt, ohne zu einem Resultate zu gelangen.

Entstehung des Pigments in der Oberhaut.

Ueber die Entstehung des Pigments in der Oberhaut hat von jeher ein heftiger Streit unter den Gelehrten bestanden, der bis auf den heutigen Tag noch nicht als erledigt angesehen werden darf.

Wenn auch über die Pigmentbildung in der Oberhaut der Fische, speziell der Forellen so gut wie gar nichts in der Litteratur zu finden ist, so haben sich doch sehr viele Autoren mit derartigen Untersuchungen bei Fröschen, Salamandern etc. beschäftigt. Es sei mir nun gestattet, die hauptsächlichsten Theorien der einzelnen Forscher hier anzuführen, um dann an der Hand derselben meine Schlussfolgerungen zu schildern. Die zahlreichen Autoren, die über den Ursprung des Pigments in Epidermalgebilden geschrieben haben, können wir in zwei Gruppen eintheilen. 1. Solche, die an eine exogene Bildung des Pigments glauben und 2. solche, die an einer endogenen oder antochthonen Entwicklung des Pigments in der Epidermis festhalten. Die Theorien, die dem Pigment eine exogene Entstehung zuschreiben, sprechen alle für eine mehr oder weniger direkte Beziehung des Pigments zum Blute. Dagegen behaupten die Autoren, die eine endogene Entstehung des Pigments in der Epidermis befürworten, dass das Pigment von der metabolischen Thätigkeit entweder der Kerne oder des Cytoplasmas der Epithelzellen herrühre. Bereits im Jahre 1860 hat Kölliker (24) behauptet, dass die verästelten Pigmentzellen der Oberhäute aus der Cutis eingewanderte Bindegewebskörperchen seien. Diese verästeln sich mit feinen, zum Theil sehr langen Ausläufern in den Spalträumen zwischen den Zellen und dringen zuletzt auch in das Innere dieser Elemente ein. Er sah weiter, dass von den in den oberflächlichen Schichten des Cutis sich befindenden Pigmentzellen viele Strahlen ausgehen. Aeby (1) hat gefunden, dass im Epithel kein Pigment gebildet wird; wo solches auftritt, geschieht es auf dem Wege der Einwanderung von Seiten des benachbarten Bindegewebes her. Ehrmann (7, 8) wiederum, der sich sehr eingehend mit dem Studium der Pigmentbildung in der Oberhaut beschäftigt hat, hält es für bestimmt, dass die Zellen das Pigment aus dem Corium in die Epidermis tragen, dass aus ihnen das Pigment in die Epithelzellen durch aktive intercellulare Strömungen eintritt. Nach ihm wird ferner das Pigment in den Zellen gebildet. Diese Zellen bekommen das Material aus dem Blute. Weiterhin wurde von Ehrmann festgestellt, dass das Ausstrecken der Ausläufer der dunklen Pigmentzellen nicht ein passiver sondern ein aktiver Vorgang sei. Desgleichen handelt es sich bei der Bewegung der Pigmentzellen nicht bloß um Ein- und Ausziehen von Zellfortsätzen, sondern auch um eine innere protoplasmatische und zwar gesetzmässig verlaufende Bewegung. Was aber für die Lehre von der Fortschaffung des Pigments wichtig ist, ist der Umstand, dass normaliter nur die das Melanin enthaltenden Pigmentzellen Fortsätze gegen die Epidermis aussenden, was man von den anders gefärbten Pigmentzellen nicht behaupten kann. Schwalbe (46) stimmt darin mit Ehrmann überein, dass das epitheliale Pigment nicht aus den Kernen entstehe. Darin aber weicht er von Ehrmann ab, dass er für die Pigmentirung des Epithels keine vermittelnden Bindegewebszellen annimmt, sondern die Pigmentirung der Bindegewebszellen aus der

gleichen Quelle wie die der Epithelzellen ableitet. Schwalbe und mit ihm zuletzt Simon (48) glauben, dass aus einer die Gewebe durchtränkenden farblosen Flüssigkeit unter geeigneten Bedingungen das Pigment ausgeschieden wird. Riehl (43) hatte bereits vor 10 Jahren auf Grund seiner Untersuchungen menschlicher Haare und ihres Pigments die Behauptung aufgestellt, dass das Pigment dunkler Haare denselben durch pigmentirte Bindegewebszellen zugeführt würde. In seinem Vortrage „Ueber Hautpigment und Ernährung der Epidermis“ sagt Karg (21): „Das Pigment tritt zuerst auf in Form feinerer und dickerer zwischen den Epithelzellen liegender Fäden, die oft mit einer kleinen knopfförmigen Anschwellung enden. Dieselben liegen in dem Kanalsystem, das zwischen den Stacheln der Riffzellen besteht. Die Epithelzellen selbst sind an diesen Stellen des ersten Auftretens des Pigments noch vollständig pigmentfrei. Ist der Prozess weiter vorgeschritten, so findet sich in den tieferen Lagen der Epidermis ein ausserordentlich dichtes und zierliches Netz schwarzer Fäden, welche die Epithelzellen umspinnen, und jetzt finden sich auch in den Epithelzellen feinste schwarze den Zellgranulis entsprechende Körnchen, von denen wir annehmen müssen, dass sie von den Fäden aus in die Epithelzellen sekundär übergetreten sind. Diese Fäden erweisen sich als die Ausläufer von Zellen, die an der Grenze von Rete Malpighii und Cutis liegen. Ausser diesen Pigmentzellen (Chromatophoren) finden sich auch in der Cutis ziemlich zahlreiche mit Pigment beladene, aber nicht mit Ausläufern versehene Zellen. Es ist wahrscheinlich, dass die Gebilde Bindegewebszellen mit sehr zahlreichen und zierlichen Fortsätzen sind, die den Epithelzellen das Pigment bringen, um so mehr, da sich pigmenttragende Wanderzellen auch reichlich in der Cutis finden. Die Aehnlichkeit der Ausläufer derselben mit den erwähnten Nervenendigungen würde daher nur eine ganz äusserliche sein und damit erklärt werden müssen, dass sie an demselben Ort wie die Nerven, den intercellulären Gängen, liegen müssen. Ueber den Ort, wo in diesen Bindegewebszellen das Pigment entsteht, konnte nichts eruirt werden.“ Daran aber hält Karg fest, dass das Pigment den Epithelzellen ausschliesslich durch Wanderzellen zugeführt werde. Halperns (13) Versuche bestätigen, dass das Pigment der Oberhaut von der Cutis aus nach oben geschafft wird. Nach Phillipson (37) stellt sich die Entwicklung des Pigments auf folgende Weise dar: „Es empfangen gewisse wie Bindegewebszellen aussehende Zellen eine farblose körnige Materie aus dem Blute, geben diese von Zelle zu Zelle ab, indem natürlich jede einzelne dieselbe Fähigkeit besitzt, Material aufzunehmen; verwandeln auf dem Wege zur Epidermis die körnige farblose Materie in Pigment und liefern dieses dem Epithel ab“ Kaposi (20) weist die Unzulänglichkeit der Einschleppungstheorie nach und hält eine chromatopoetische Funktion der Retezellen für annehmbar. Nachdem ich so eine Reihe von Ansichten solcher Autoren geschildert habe, die für einen exogenen Ursprung des Pigments sind, wende ich mich jetzt einer

Gruppe zu, die der endogenen Entstehung des Pigments das Wort redet. Ein Hauptvertreter dieser Ansicht ist Jarisch (17, 18); dieser glaubt, dass das Oberhautpigment nicht hämatogenen Ursprungs sei, sondern aus einer Kernsubstanz, dem Chromatin, oder einem diesem chemisch oder wenigstens räumlich nahestehenden Körper herrühre. Die mit langen Ausläufern versehenen Pigmentträger zwischen den Epidermiszellen sollen aus der Metamorphose pigmentirter Epidermiszellen hervorgegangen sein. Jedenfalls, meint Jarisch, wandern die Pigmentzellen der Cutis nicht in die Epidermis.

Mertsching (33) nimmt an, dass das körnige Pigment in der Epidermis durch Zerfall des Kerns der Epidermiszellen selbst entstehe. Rosenstadt (44), der den hämatogenen Ursprung des Pigments verwirft und nachzuweisen versucht, dass die Zellen selbst und zwar solche des Ektoderms und Mesoderms Pigment zu produziren im Stande sind, stellt den Satz auf: „Die Epidermiszellen ebenso wie die Bindegewebszellen vermögen Pigment selbstständig zu bilden.“ Auch Kodis (23) kommt zu dem Resultate, dass das Pigment der Epidermis nicht eingewandert, sondern von den Epidermiszellen selbst erzeugt wird. Unna (57) glaubt nicht an eine Pigmentzellenwanderung. Für ihn ist die Uebertragung des Pigments von der Cutis zur Oberhaut noch nicht aufgeklärt. Er führt verschiedene Theorien an. 1. Diejenige, wonach vermittelt des Luftstromes Pigmentkörner ins Epithel gebracht würden. Diese hält er aus dem Grunde für die nächstliegende, weil man sie auf alle Definitionen der einzelnen Autoren anwenden kann. Der zweite Weg ist die Pigmentbeförderung vermittelt Wanderzellen. Einer dritten von Ehrmann aufgestellten Theorie, nach welcher er im Epithel sesshafte Zellen bisher unbekannter Art von sehr fein verästigter Form gefunden zu haben glaubt, kann sich Unna nicht anschliessen. Nun giebt es noch einige Forscher, die die Möglichkeit einer exogenen und endogenen Pigmentbildung zugeben. Dazu gehört Post (39), der behauptet hat, Pigment wird gebildet:

1. Im Epithel, und zwar
 - a) in gewöhnlichen,
 - b) in verzweigten Zellen;
2. In Bindegewebszellen.

Caspary (5) glaubt sowohl an eine eigene Pigmentbildung der Epithelzellen, als auch an eine Pigmentirung derselben durch eingewanderte Bindegewebszellen. In ähnlicher Weise hatte Prowazek (41) folgende Ansicht auf Grund seiner Untersuchungen an Salamanderlarven ausgesprochen: Das Pigment kann entstehen:

1. endogen in den Epidermiszellen,
2. in leucocytoiden Pigmentzellen der Epidermis,
3. in grösseren Cutispigmentzellen,
4. ist es unter gewissen Umständen oder zu bestimmten Zeiten ein Degenerationsprodukt von verschiedenen Zellen, wie Epidermiszellen, Bindegewebe, Chorda etc.

Schneider (45) sagt über die Epidermis bei Amphibien: „Die gelbbraunen kleinen Pigmentkörnchen liegen gewöhnlich nur im oberen Bereiche des Grenzsaumes, kommen aber auch gelegentlich im tieferen Sarc vor und entstammen vielleicht direkt den intercellulär gelegenen Pigmentzellen, deren Körner die gleiche gelbbraune Färbung und gleiche geringe Grösse besitzen. Die Aufnahmefähigkeit der Epithelzellen für fremde Körnchen ist durch Injektion von Karmin in die Haut direkt bewiesen worden.“ Immerhin aber giebt Schneider die Möglichkeit einer direkten Pigmentbildung in den Zellen des Epithels zu. Hieran anknüpfend möchte ich noch verschiedene Ansichten über die Pigmentzellen selbst resp. die Chromatophoren anführen. Nach Müller (36) zeigen die ramificirten Pigmentzellen in der Epidermis die Bewegungserscheinungen ebenso deutlich als in der Cutis. Er bezweifelt Köllikers (25) Ansicht, dass pigmentirte Zellen der Cutis nur mit ihren Fortsätzen in die Epidermis reichen und glaubt, dass die Zellkörper ebenfalls in der Epidermis liegen. Zimmermann (60) sagt über die verästelten intraepithelialen Pigmentzellen: „Die intraepithelialen Pigmentzellen scheinen locomobil zu sein; sie finden sich in allen Schichten des Epithels, gewöhnlich mit Ausnahme der oberflächlichsten, und zwar in die Intercellularbrücken eingezwängt, so dass ihre Gestalt vielfach modificirt ist und der Kern, sich den Verhältnissen anpassend, gewöhnlich längliche Formen annimmt. Sie senden ihre sehr langen vielfach verästelten unter einander anastomosirenden drehrunden Ausläufer zwischen den Intercellularbrücken hindurch auf weite Strecken hin und zwar so, dass gewöhnlich 2—3 stärkere Hauptausläufer von der Zelle ausgehen, welche dann in überaus feine und zahlreiche Aestchen zerfallend ein komplizirtes Maschenwerk bilden, welches jede einzelne Epithelzelle oft mehrfach umgiebt. Mit den Epithelzellen sind sie nie durch Intercellularbrücken verbunden. Sie sind in hohem Masse contractil. Ob nun die ganzen Ausläufer oder nur das Pigment zurückgezogen wird, ist schwer zu entscheiden. Letzteres erscheint wahrscheinlicher. Dieser Ansicht, es würde nur das Pigment aus den Ausläufern der Chromatophoren bei der Contraction derselben zurückgezogen, neigt auch Flemming (12) zu. Fischel (11) dagegen plaidirt für seine Theorie, nach der nicht nur das Pigment sich im Mittelkörper der Zelle zusammenballt, sondern eine wirkliche Einziehung der Zelle selbst erfolgt. Biasiadecki (3) behauptete sogar, dass die Ausläufer von Pigmentzellen nur in pathologischen Zuständen vorkommen. Wenn ich diesen mannigfachen Ergebnissen meine eigenen Untersuchungen gegenüberstelle, so kann ich, was die Bildungsstätte des Pigments angeht, Köllikers Ansicht im vollsten Masse bestätigen. Ich behaupte, dass von einer Bildung des Oberhautpigments in der Epidermis überhaupt keine Rede sein kann. Im Gegentheil, das Pigment wird in der Cutis gebildet und von hier aus durch Bindegewebszellen nach oben, d. h. in die Epidermis geschafft. Sah ich doch bei jüngeren Exemplaren deutliche Ausläufer, die aus den Pigmentzellen

der Cutis nach oben gehend in Gestalt von Strahlen in der Epidermis mündeten und die sich bei genauerer Untersuchung aus ganz kleinen Pigmentkörnchen zusammensetzten (Fig. 2 a). Diese Ausläufer, die ich bei verschiedenen jüngeren Forellen sehen konnte, dürften wohl als ein genügender Beweis dafür gelten, dass von einer Pigmentbildung innerhalb der Epidermis keine Rede sein kann. Dagegen weiche ich darin von Kölliker (25) ab, dass die pigmentirten Zellen der Cutis nur mit ihren Fortsätzen in die Epidermis reichen sollen, sondern ich beständige Müllers (36) und Fischels (11) diesbezügliche Ansicht, nach welcher die Zellkörper ebenfalls in der Epidermis liegen. Uebrigens möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass ich die Pigmentzellen in allen Schichten der Epidermis, entgegen der Behauptung Zimmermanns (60), der in den oberflächlichsten Epidermoidalschichten keine konstatiren konnte, gesehen habe.

Das chemische Verhalten des Pigments.

Wir unterscheiden bei der Forelle zwei verschiedene Arten von Pigment. 1. Die die dunklen Punkte hervorrufenden dunkelbraunen bis schwarzen Pigmente. 2. Die rothen Pigmente. Die erste Gruppe ist übereinstimmend mit den meist verbreitesten dunkelbraunen animalen Pigmenten, die man als Melanine kennt; die zweite Gruppe gehört, wie schon Krukenberg (28) annimmt, zu den Lipochromen oder Fettpigmenten. Bezüglich der Resistenz dieser Pigmente chemischen Reagenzien gegenüber habe ich verschiedene Versuche gemacht, die ich nachstehend kurz erwähnen möchte. Beim Auswaschen der Haut bemerkte ich bereits am zweiten Tage, dass die rothen Punkte durch eine 70%-ige Alkohollösung angegriffen wurden und allmählich verblassten, bis dieselben nach etwa 3 Tagen vollständig weiss wurden. Dieselbe Wirkung wurde durch Aether hervorgerufen. Dagegen wurden die schwarzen Punkte, die Melanine, weder durch Alkohol noch durch Aether zerstört. Auch Chloroform und Xylol vermochten diese nicht anzugreifen, während die ersteren, d. h. die Lipochrome, darin zerstört wurden. Ich hatte Material Wochen ja Monate lang in Alkohol liegen, ohne dass eine Veränderung der Melanine wahrzunehmen war. Anders dagegen stand es bei der Behandlung der Fischhaut mit Säuren oder Alkalien. So z. B. trat bereits nach 3 Tagen durch eine 25%-ige Salzsäure- oder Schwefelsäurelösung ein vollständiger Zerfall des Melanins ein, während die rothen Punkte noch nach einigen Monaten ihre schöne Farbe beibehalten hatten. Auch eine 25%-ige Kalilauge zerstörte nach 4—5 Tagen das schwarze Pigment, liess aber das rothe unbehelligt. Erst nach etwa 6—8 Wochen blasse das letztere etwas ab und nahm eine gelbe Farbe an. Concentrirte Salpetersäure freilich zersetzte beide Arten von Pigment bereits nach 24 Stunden vollständig. Uebrigens hatte ich gleichzeitig mit den angeführten Proben auch eine solche mit gewöhnlichem Wasser gemacht. Da

die Haut vorher (d. h. beim Abtöten der Forelle) eine Stunde in Formalinlösung gelegen hatte, so war sie vor Verwesung geschützt. Das Resultat war, dass nach 5—6 Wochen die rothen Punkte vollständig gebleicht waren, während die Melanine unversehrt blieben. Nach Post (39), der die Resistenz des Pigments gegenüber Alkalien und Säuren geprüft hatte, ist sowohl das Oberhautpigment als auch das des Bindegewebes sehr widerstandsfähig. Concentrirte Kalilauge hat dasselbe erst nach Wochen entfärbt, Salzsäure hat es nur wenig angegriffen, dagegen hat Salpetersäure das Pigment schon nach 24 Stunden vernichtet. Auch Demiéville (6) hatte behauptet, dass die Widerstandsfähigkeit des Pigments sehr hoch sei, und dass dieses noch nach einem dreitägigen Aufenthalte in Salzsäure, Schwefelsäure oder Kalilauge unverändert gewesen sei. Jedenfalls stehen meine Versuche zu denen Demiévilles in grellem Gegensatz. Da ich zu wiederholten Malen die einzelnen Proben gemacht habe und stets dieselben Resultate erzielte, so darf ich wohl behaupten, dass Demiévilles Beobachtungen etwas ungenau waren. Zudem stimmen meine Resultate mit denen Krukenbergs (26, 27) ganz besonders hinsichtlich der Lipochrome überein. Ich hatte bereits angegeben, dass das rothe Pigment bei den Forellen sich dem Alkohol gegenüber nicht behaupten könne. Da ich aber zum Erhalten von guten Schnitten zu meinen histologischen Untersuchungen den Alkohol beim Härten der Haut nicht umgehen konnte, so studirte ich den rothen Farbstoff an frischer Haut soeben abgetöteter Forellen. Ich benutzte hierzu die bereits früher erwähnte Klemmleber, vermittelst der ich sehr instruktive Schnitte erhielt, die folgendes Aussehen hatten: Der rothe Farbstoff lag in tropfenähnlichen Massen, die beim genauen Zusehen sich als aus kleinen Körnchen bestehend erkennen liessen in der Tiefe. Darüber zerstreut lagen die Chromatophoren, die sich durch ihre schöne verästelte Gestalt deutlich von dem rothen Pigment abhoben. Von Zellen konnte man bei den ersteren nicht reden. Erwähnen möchte ich noch, dass das rothe Pigment nur in der Cutis liegt, was man schon makroskopisch feststellen kann. Schabt man nämlich Schuppe und Epidermis von den rothen Punkten ab, so bleiben diese nicht nur bestehen, sondern treten auch noch viel deutlicher zu Tage (Fig. 11). Gleichzeitig hatte ich bei diesen Präparaten Gelegenheit, die den Silberglanz der Forellen bedingenden Guanin-Kriställchen zu sehen. Leider war es nicht möglich, die schöne bläuliche Farbe derselben zu fixiren, da sie bereits kurz nach dem Tode der Fische ihren Glanz verlieren und somit dem Gesichtsfelde des Beschauers entzogen werden.

Die Bedeutung der Chromatophoren für den Farbenwechsel.

Die bis jetzt gemachten Beobachtungen über den Farbenwechsel bei Fischen waren nur sehr spärliche. Zuerst war es Stark (54), der im ersten Drittel des vorigen Jahrhunderts gelegentlich eines

Versuches etwas derartiges bei Fischen gesehen hatte. Er setzte zufällig Ellritzen (*Lenciscus phoxinus*) in eine weisse Schüssel, um das Wasser im Glase zu wechseln. Als er sie nach einiger Zeit wieder einsetzen wollte, fiel es ihm auf, dass ihre Farbe an Lebhaftigkeit viel verloren hatte und die dunklen Flecke viel blasser geworden waren. Da er ähnliches auch bei dem Stichling (*Gasterosteus aculeatus*), bei der Schwalbe (*Cobitis barbatula*) und dem Barsch (*Perca fluviatilis*) sah, so folgerte er, die Farbe der Fische richte sich nach dem Grunde, auf dem sie stehen. Es ist wohl zu verstehen, dass Stark zu diesem Schlusse kam, da sich seine Versuche nur auf einen makroskopischen Befund erstreckten. Diese sogenannte Anpassungstheorie beruht unstreitig auf einer Wanderung der Chromatophoren. Ich werde an einer anderen Stelle noch einmal darauf zurückkommen. Ungefähr zu derselben Zeit hatte Wagner (59) das Farbenspiel bei den Cephalopoden studirt und war zu dem Resultate gelangt, dass die dabei in Frage kommenden Chromophoren — wie er sie nennt — ein eigenthümliches System von Gebilden seien, welche aus Pigmentkörnchen beständen, die aber durch ein zartes elastisches häutiges Gewebe verbunden seien. Sie sollen gleich unter der Oberhaut liegen und eigentlich mit ihr verwebt oder an besondere Stellen derselben gebunden sein. Wagner hat schon damals die Bedeutung der Chromatophoren erkannt, wenigstens so weit, wie es bei den zu seiner Zeit vorhandenen Mikroskopen möglich war. Heineke (16) hatte in seinen „Bemerkungen über den Farbenwechsel bei Fischen“ speziell bei der Untersuchung über den *Gobius Ruthensparri* oder Meergrundel als Grund für die Farbenveränderung das Vorhandensein verschiedener Arten von Chromatophoren festgestellt. Er fand nämlich:

1. Schwarze Chromatophoren,
2. gelbe bis grünlichgelbe Chromatophoren,
3. rothgelbe bis rothe Chromatophoren,
4. mit metallisch schimmernden Flitterchen angefüllte Chromatophoren.

Diese Resultate Heinekes und namentlich seine Schlussfolgerung, dass Farbenbeschreibungen von Fischen nur dann wissenschaftlichen Werth hätten, wenn sie sich auf Aufzählung der verschiedenen Arten von Chromatophoren gründeten, hätten mich beinahe veranlasst, einen Parallelismus zwischen Meergrundel und Forelle anzunehmen. Ich glaubte nämlich anfangs an das Vorhandensein verschieden gefärbter Chromatophoren, musste aber bald einsehen, dass diese Annahme auf einem Irrthum beruhe, und zwar aus folgendem Grunde. Meine ersten Schnitte, die ich erhielt, waren in einer Dicke von 3—10 μ angelegt, so dass ich beim Mikroskopiren Chromatophoren von schwarzer, bräunlicher und gelblicher Farbe zu sehen glaubte. Bald aber erkannte ich, dass die verschiedene Färbung nur von der verschiedenen Dicke und Durchsichtigkeit der Schnitte herrühre. Als ich bei meinen weiteren Untersuchungen Präparate von stets ein und derselben Dicke herstellte, habe ich eine derartige Beob-

achtung auch nicht mehr machen können. Wenn ich nun trotzdem eine verschiedene Färbung der Forellen feststellte, so durfte ich diesen Umstand auf Grund meiner Untersuchungen damit erklären, dass dieser Farbenwechsel auf einer steten Wanderung der Chromatophoren beruhe, und dass diese sich entsprechend den auf sie einwirkenden Lichtstrahlen kontrahiren und ausdehnen können. Dass unter solchen Umständen auch mechanische Einflüsse wie Stoss oder Druck von aussen ihre Wirkung auf die Chromatophoren nicht verfehlen, dürfte wohl als selbstverständlich gelten, was übrigens von Siebolds (47) Berichte über Forellen bestätigen. Dieser sah bei frisch getötenen Forellen, die er in einem Netze trug, an den von den Knoten und Maschen des Netzes gedrückten Stellen einen vollständigen weissen Abdruck dieses Netzes, indem sich hier durch den ausgeübten Druck die schwarzen Chromatophoren auf ein Minimum zusammengezogen hatten. Eine ähnliche Beobachtung machte Krukenberg (27) gelegentlich seines Aufenthaltes in Triest zu wiederholten Malen. Erforderlich scheint mir noch, dass ich hier eine Abhandlung von Brücke (4) über den Farbenwechsel der Chamäleonen anführe. Derselbe kam zu folgenden Resultaten:

1. Die Farben, die das Chamäleon zu verschiedenen Zeiten zeigt, rühren nicht, wie Milne-Edwards meint, ausschliesslich von Pigmenten her, sondern beruhen zum Theil auf Interferenzerscheinungen.
2. Diese Interferenzerscheinungen werden von Zellen der tiefen Schicht der Oberhaut hervorgebracht.
3. Die lebhafteren Farben der Frösche rühren nicht von wahren Pigment, sondern von Interferenzzellen her, doch sind diese anders beschaffen, als die der Chamäleonen.
4. Unter der Epidermis und in der Cutis liegt ein weisses, theilweise gelbes, seltener orangefarbenes Pigment, das Milne-Edwards bereits als pigment superficiel, blanc, jaunâtre, grisâtre beschrieben hat.
5. Unter und zwischen diesen liegen dunkle Pigmentzellen, deren zahlreiche verzweigte und dicht nebeneinander gestellte Ausläufer das weisse Pigment durchdringen und bis unter die Oberhaut gelangen. Milne-Edwards sowie vor ihm van der Hoeven hat auch dieses Pigment gesehen, aber er irrt, wenn er sagt, dass es bald bouteillengrün, bald violett oder roth sei; es ist in natürlichem Zustande immer nur schwarz und in dünnen Schichten mit brauner Farbe durchscheinend.
6. An den untersuchten Chamäleonen kamen durchaus keine anderen Pigmente vor als die zwei genannten und alle Farben der Thiere, insoweit sie nicht der Interferenzschicht angehörten, wurden von ihnen durch verschiedenartige Superposition und Juxtaposition erzeugt.
7. Das dunkle Pigment bringt, wie Milne-Edwards richtig bemerkt, den Farbenwechsel hervor, indem es sich bald der Oberfläche nähert, bald in die Tiefe zurückgeht. Die Aus-

- läufer der Pigmentzellen werden dabei nicht eingezogen, sondern vom Pigment entleert.
8. Die Ortsveränderung des schwarzen Pigments beruht auf einer Contractilitätserscheinung.
 9. Der Zustand, bei dem das schwarze Pigment in die Tiefe zurücktritt, ist der aktive, der gegentheilige der passive.
 10. Im Dunklen werden die Thiere hellfarbig, die Veränderung ist schon nach wenigen Minuten sehr auffallend, nimmt aber noch längere Zeit hindurch zu. Im Hellen werden sie dunkel, fast schwarz, wenn keine anderweitigen Ursachen vorhanden sind, die sie heller färben.
 11. Dass das Thier, wie selbst noch in neuerer Zeit (von Paul Gervais im Jahre 1848) behauptet worden ist, die Earben seiner Umgebung annehmen könne, dass seine Farbe von den verschiedenen Oxydationsgrade des Blutes abhängig, dass der Farbenwechsel eine Art Gelbsucht sei (Hasselquist) u. s. w., dies sind sämmtlich Angaben, die dem Reiche der Fabeln angehören.

Hierzu möchte ich bemerken, dass ich Brücke darin beipflichte, dass sowohl Milne-Edwards, wie van der Hoevens Ansicht über die verschiedene Farbe des Pigments eine falsche ist, dass also nur die schwarze Farbe in Betracht kommen kann, wobei natürlich nicht vergessen werden darf, dass in dünnen Schichten die braune Färbung vorherrschend ist. Wenn Brücke weiter behauptet, dass die Ausläufer der Pigmentzellen nicht eingezogen werden, sondern nur das Pigment entleert wird, so möchte ich dies denn doch in Zweifel ziehen. Ich hätte bei den zahlreichen Präparaten und den verschiedenen Färbemethoden einen Anhaltspunkt dafür finden müssen. Dagegen glaube ich mit Brücke — und das bestätigen meine Versuche hinlänglich, dass von einer Anpassung keine Rede sein kann. Krukenberg (29), der ebenfalls über den Farbenwechsel der Chamäleonen gearbeitet hat, kann der Ansicht Brückes, dass das Licht eine wesentliche Rolle bei der Farbenveränderung spiele, nicht beitreten. Er nimmt vielmehr an, dass sich die Pigmentzellen nicht unter einem direkten Nerveneinflusse befinden, sondern dass es ein den quergestreiften Muskelfasern physiologisch zu subsummirendes Gewebe ist, welches in Sphincterform die Pigmentkörper umgibt und welches sich allein unter Nerveneinfluss befindet. Die Annahme eines derartigen Spincternetzes für die Chromatophoren würde nicht nur für seine, Krukenberg's Ansicht, sondern auch für die Beobachtung aller anderen Forscher eine befriedigende Erklärung bilden. Wesentlich verschieden davon ist die Vorstellung, welche sich Bert (2) von der Mechanik des Farbenwechsels beim Chamäleon macht. Bert nämlich formulirte auf Grund seiner Versuchsergebnisse folgende Sätze:

„Die Bewegungen der Pigmentkörper stehen unter dem Einflusse verschiedener Nervenarten. Bei Reizung der einen treten sie aus der Tiefe an die Oberfläche, bei Reizung der anderen ziehen sie

sich von der Oberfläche in die Tiefe zurück. Beim Maximum der Reizung treten die Pigmentkörper unter die Haut. Die koloratorischen Nerven bieten die grösste Analogie mit den Vasoconstrictoren.“ Dazu meint Krukenberg, dass diese Theorie von Bert vielleicht auf den Farbenwechsel mancher Fische, aber nicht auf den des Chamäleons passen könne. Ich gebe zu, dass Nerveninflüsse bei der Chromatophorenwanderung im Spiele sein können, aber zwei Arten von Nerven anzunehmen, wäre doch eine zu kühne Behauptung, für welche ein genügender Beweis schwer zu erbringen sein dürfte. An einer anderen Stelle schreibt Krukenberg (28) dem Lichte einen wesentlichen Einfluss auf die natürliche Färbung der Heuschrecken zu. In seiner Arbeit über das Chromatophorenspiel bei *Eledone moschata* hatte Krukenberg (30) behauptet, dass das Farbenspiel, d. h. das Kommen und Gehen des Pigmentes von dem Willen des Thieres abhängig sei. Von Müller (36) und mehreren anderen war bereits nachgewiesen worden, dass contractile Fasern sich am Pigmentkörper inseriren. Auch war durch den Befund der Radiärfasern nur das Expansions-, nicht das Contractionsvermögen der Chromatophoren verständlich gemacht worden. Ein etwa vorhandener Sphinctermuskel, der bei der Contraction der Chromatophoren hätte betheiligt sein können, wurde nicht gesehen. Wenn auch von verschiedenen Autoren behauptet worden war, die Verschiedenheiten und der Wechsel der Hautfarbe bei den Tintenfischen sei auf den Einfluss des Lichtes und die Färbung des Untergrundes zurückzuführen, so glaubt Krukenberg andererseits, dass das Chromatophorenspiel vom Centralapparate aus beeinflusst wird und dass dieser Einfluss für gewöhnlich und fast ausschliesslich am lebenden Thiere zur Wahrnehmung gelangt. Phisalix (38) hatte über die Chromatophoren bei den Cephalopoden folgendes gesagt: „Le chromatophore est un organ dont la fonction est la même chez tous les céphalopodes. La manifestation principale réside dans les mouvements, dont il est le siège. Ces mouvements sont provoqués par deux forces antagonistes: Une musculaire, l'autre élastique, la première engendrée par une couronne de muscles radiés, l'autre par une enveloppe élastique qui adhère intimement au chromatophore et à ses muscles et qui revient passivement sur elle-même après avoir été distendue. Chaque chromatophore est richement innervé par des filets nerveux qui aboutissent par un bouquet de terminaisons libres au contact de la tache pigmentaire. Peut-être joue-t-il aussi de rôle d'organe des sens pour la perception des conditions physiques du milieu où vit l'animal.“

Schwalbe (46) sagt über den Farbenwechsel winterweisser Thiere, dass sich das Winterkleid durch geringere Pigmentirung auszeichne und dass diese mangelhafte Pigmententwicklung scheinbar mit den klimatischen Verhältnissen, speziell mit dem Lichtmangel des nordischen Winters eng zusammenhänge. Inwieweit diese Behauptung Schwalbes ihre Berechtigung hat, entzieht sich meiner Beurtheilung. Auf jeden Fall konnte ich bei meinen

Versuchen keine verschiedenen Wärmegrade anwenden, zumal Forellen ohne ständigen Zufluss frischen Wassers in wenigen Stunden bereits eingehen. Flemming (12) setzte jüngere Salamanderlarven in weissen offenen Gefässen ans helle Licht und fand, dass sie dadurch nach einigen Tagen hell und durchsichtig wurden; die von ihm im Halbdunkel gehaltenen Exemplare nahmen durch stärkere Pigmententwicklung eine dunklere Farbe an. Diese Erscheinung veranlasste Flemming zu dem Ausspruche, dass diese „Bleichung“ lediglich durch die Einwirkung des Lichtes hervorgerufen werde. Erst später räumte er ein, dass Fischels (11) Behauptung, es käme ausserdem bei diesen Vorgängen auch auf die Temperatur an, richtig sei. Ehrmann (10) folgerte aus seinen Versuchen, dass das Hell- und Dunkelwerden bei Amphibien zweifellos bis zu einem gewissen Grade von Nerveneinflüssen abhängt. Doch kann eine Veränderung des Zustandes der Pigmentzellen auch durch Belichtung, Wärme und chemische Reize erreicht werden. Nach Virchow (58) verhält es sich mit den Pigmentzellen des Frosches wie mit den Chromatophoren der Chamäleonen und Cephalopoden. Der Farbenwechsel beruht auf den Gestaltsveränderungen der Pigmentzellen und dem Ortswechsel des Pigments selbst, so zwar, dass die Frösche um so dunkler erscheinen, je mehr das Pigment in die Fortsätze ausströmt und um so heller, je mehr es sich auf einzelne Haufen in das Innere der Zellkörper sammelt. Es liegt hier offenbar kein einfach nutritives, sondern ein contractives Phänomen vor. Zu ähnlichen Schlüssen kam Lothar Meyer (34), der übrigens die Formveränderung der Pigmentzellen als einen namentlich vom Lichte abhängigen Contractionsprozess hinstellt. Er konnte nicht entscheiden, ob die Einwirkung des Lichtes direkt auf die Zellen oder unmittelbar durch die Centralorgane des Nervensystems geschehe. Dagegen konstatarirte er, dass die Veränderung (d. h. das Hell- bzw. das Dunkelwerden) der Pigmentzellen immer eintrat, mochte er nun die Extremität in Zusammenhang mit dem Rückenmark lassen oder den plexus ischiadicus durchschneiden. Desgleichen sah er schon, dass die kugelige Form der Pigmentzellen die helle, die verästelte die dunkle Hautfarbe bedinge. Diese Ergebnisse stimmen mit meinen Befunden überein. Auch bei meinen Forellen beruhte der Farbenwechsel, um mit Virchow zu reden, auf einer Gestaltsveränderung der Pigmentzellen und dem Ortswechsel des Pigments selbst. Ich will dahingestellt sein lassen, ob man von einem Nerveneinfluss auf die Chromatophoren reden kann. Jedenfalls konnte ich nicht finden, wie Harless (14) als sicher hinstellte, dass Nerven in die Pigmentzellen eintreten. Ich glaube mich daher zu der Annahme berechtigt, dass der Farbenwechsel zum grössten Theil der Einwirkung des Lichtes zuschreiben ist und wenn auch Harless nur gelegentlich dies gesehen haben will oder gar meint, der Umstand des Hell- bzw. Dunkelwerdens sei von einer grösseren oder geringeren Befriedigung des Nahrungsbedürfnisses abhängig, so dürfte dies wohl auf eine mangelhafte Beobachtung zurückzuführen sein. Ich möchte hier noch die

Ansicht von Harless (15) über die Chromatophoren bei *Loligo* er wähen. Hier schreibt er den Farbenwechsel der Contraction oder Expansion der Chromatophoren zu. „Je mehr die Chromatophoren expandirt werden, um so heller wird die Farbe. Niemals aber tritt eine neue Farbe auf, sondern nur die Tinte wird blässer und die einzelnen Pigmentkörnchen werden unterscheidbar. Dass mit diesem Blässerwerden ein gewisser Farbenwechsel verbunden ist, versteht sich von selbst.“ Uebrigens hat auch Klemensiewicz (22) von einer Verbindung des Pigmentkörpers mit Nervenfasern nichts entdecken können. Jedoch schreibt er die Bewegung der Chromatophoren bei *Eledone moschata* dem Einflusse des Nervensystems zu. Nach Solger (49) breitet sich das Pigment der Hautchromatophoren aus, wenn der Fisch vom Lichte abgeschlossen ist. Einen direkten Zusammenhang zwischen Chromatophoren und Hautnerven hat er aber bei Fischen wenigstens nicht konstatiren können. Wohl erhielt Solger (53) bei erwachsenen Cephalopoden Bilder, bei denen es sich um Nervenverzweigungen in der Nähe von Chromatophoren handelte. Auch Joubin (19) erhielt einige günstige Resultate dadurch, dass er Cephalopoden Methylenblau in die Hohlvene oder in eine der grösseren oberflächlichen Armvenen injicirte. Doch sagt er selbst über diese Methode: „Malheureusement cette coloration des nerfs est très fugace; c'est à peine si l'on peut observer les préparations une demi heure ou une heure au maximum; je ne connais pas de reactif permettant de fixer la coloration.“ Aber, so fährt er fort: „On voit sur ces préparations, chaque branche de ces nerfs se terminer à un chromatophore.“

Bei seinen physiologischen Untersuchungen an *Eledone moschata* will van Uexküll (56) gefunden haben, dass die Chromatophoren überhaupt nicht contractil sind. „Ihre Ausdehnungen werden nur durch die Contraction der vielverzweigten Hautmuskulatur, die sich an die bindegewebigen Elemente ansetzt, bedingt. Alle Erscheinungen an den Chromatophoren lassen sich vollkommen erklären, wenn man annimmt, dass die Kapsel Elastizität besitzt, die Radiärfasern aber bindegewebiger Natur sind.“ Ich glaube meine Resultate beweisen zur genüge, dass von einer Nicht-Contraction der Chromatophoren überhaupt keine Rede sein kann. Bezüglich des Farbenwechsels bei Amphibien und Reptilien sagt Leydig (32), dass die Chromatophoren durch die Thätigkeit des Nervensystems zu ihrer Thätigkeit wachgerufen werden. Alles spricht deutlich an, dass es bei Reptilien und Amphibien ausser den Verschiedenheiten der Färbung nach Alter, Geschlecht und Jahreszeit, sowie ausser dem lebhafteren Hervortreten der Farbentöne nach dem Abwerfen der Epidermis noch einen Farbenwechsel giebt, welcher unter dem Einfluss des Nervensystems steht, insofern Aufregung, Angst, Schreck, höhere oder niedere Temperatur, stärkerer oder geringerer Lichtreiz die Stimmung derselben vermindert und auf die beweglichen Farbzellen oder Chromatophoren wirkt.“ Wenn ich auch zugebe, dass die von Leydig angegebenen psychischen Affekte im Stande sind einen

Farbenwechsel hervorzurufen, so muss ich doch annehmen, dass dieser Umstand nicht bei allen Thieren momentan eintritt. Ich habe wenigstens bei meinen Fischen eine derartige Wirkung nicht beobachten können. Denn die von mir benutzten Forellen, die doch für gewöhnlich sehr ängstlich und schreckhaft sind, behielten ihre Farbe, die sie bei dem Entnehmen aus dem Bassin zeigten, auch nach dem Einbringen in die Formalinlösung bei; freilich trat der Tod fast stets nach 1—1½ Minuten ein. Aehnlich wie Leydig behauptet Pouchet (40) auf Grund seiner Versuche am Steinbutt (Turbot), die er übrigens selbst noch nicht für hinreichend erklärt, dass für den Farbenwechsel bei Fischen das Nervensystem massgebend sei. Inwieweit er damit Recht hat, habe ich bereits vorher eingehend besprochen. Von meinem Kollegen Vogel erhielt ich die Mittheilung, dass Forellen, die er in einem gelblich-weissen Holzbottich in einer dunklen Ecke hielt, nach Verlauf von 24 Stunden eine lehmgelbe Ferbe angenommen hätten und nur schwerlich noch als Forellen zu erkennen gewesen wären. Erst als er sie in einem Glasbecken in einen hellen Raum setzte, erlangten sie binnen einer Viertelstunde ihre normale Färbung wieder. Diese Erscheinung, d. h. das Gelbwerden resp. Erblassen von Forellen habe ich während meiner Versuche selbst häufig beobachten können. Es handelte sich dabei stets um eine Contraction und Wanderung der Pigmentzellen in die Tiefe, welcher Vorgang die dunkle Farbe schwinden und die blasse vorherrschen liess. Dabei ist noch zu erwähnen, dass ein vollständiges Erblassen, wie ich leider oft erfahren musste, auf ein Unwohlsein oder auch auf den herannahenden Tod der Forellen hindeutet. Dies geschieht in dem Falle, wenn den Fischen nicht ständig frisches Wasser zugeführt wird. Eingezogene Erkundigungen hierüber bestätigen stets meine Annahme, dass nämlich die Thiere längere Zeit ohne Zufluss von frischem Wasser gehalten worden waren. Ich habe häufig konstatiren können, dass Forellen, die etwa 2 Stunden lang kein frisches Wasser bekommen hatten, ohne Weiteres eingingen, nachdem sie vorher zusehends abgeblasst und schliesslich ganz gelb geworden waren.

Zusammenfassung.

Ziehe ich das Resumé aus meiner Arbeit, so habe ich folgendes festgestellt:

1. Was den Farbenwechsel bei der Forelle angeht, so handelt es sich dabei um eine ständige Wanderung der Chromatophoren mit gleichzeitiger Contraction bezw. Expansion. Dieser Vorgang wird hauptsächlich veranlasst durch den Einfluss des Lichtes. Merkwürdigerweise haben verschiedene Lichtstrahlen, und zwar die blauen, rothen und grünen keine erhebliche Veränderung hervorrufen können. Um so stärker trat dies bei den gelben

Strahlen hervor; diese vermochten die Chromatophoren im Bereiche der ganzen Körperhaut an die Oberfläche zu locken, gleichzeitig waren die Pigmentzellen stark ausgedehnt und liessen ihre Ausläufer deutlich erkennen. Die gegenheilige Wirkung dieses gelben Lichtes riefen die von dem Staniol ausgehenden Lichtstrahlen hervor. Diese veranlassten die Chromatophoren, sich möglichst von der Oberfläche zurückzuziehen und ausserdem sich stark zu kontrahiren oder besser gesagt auf ein Minimum zusammenzuschrumpfen. Sehr wichtig war das Resultat, welches die schwarzen Lichtstrahlen ergaben. Die dabei zu konstatirende Veränderung war eine vollständige intensive Weissfärbung der Bauchfläche. Pigment war weder in der Epidermis noch in der Cutis vorhanden. Wenn ich diesen Befund mit dem Ergebnis bei Forelle III vergleiche, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass die gelben Lichtstrahlen im Stande sind die Pigmentbildung zu fördern, und dass die schwarzen das Pigment resorbiren können. Sicherlich ist das Resultat bei Forelle V ein deutlicher Beweis gegen die sogenannte Anpassungstheorie, und wenn früher einige Autoren wie z. B. Stark (54) die Behauptung aufstellten, die Farbe der Fische richte sich nach dem Grunde des Gefässes, in dem sie gehalten würden, so beruht dies auf einen Irrthum. Der Farbenwechsel hat also, wie bereits gesagt, lediglich seinen Grund in der ständigen Wanderung der Chromatophoren und der Contraction bezw. Ausdehnung derselben. Den Hauptfaktor für diese Thatsache bildet die Lichteinwirkung. Dass die Nerven dabei auch eine gewisse Rolle spielen, will ich nicht leugnen; jedenfalls haben meine diesbezüglichen Versuche nichts positives ergeben.

2. Es giebt bei den Forellen nur zweierlei Pigmente, nämlich: a) Melanine, b) Lipochrome. Erstere bilden Stäbchen und liegen intracellulär, letztere sind amorph und liegen extracellulär.
3. Bei den Chromatophoren bilden Pigmentzellen und Ausläufer eine morphologische und funktionelle Einheit, d. h. die Melaninstrahlen stellen Ausläufer der Pigmentzellen dar. Die ersteren verschwinden dadurch, dass die letzteren sich zurückziehen.
4. Nach mehrfach ausgesprochenen Ansichten sollten in der Epidermis selbst keine Pigmentzellkörper liegen, sondern nur die Ausläufer derselben in diese hineinreichen. Ich brauche wohl nur auf meine mikroskopischen Bilder hinzuweisen, um zu zeigen, dass diese Behauptung durchaus unzutreffend ist. Es liegen also in der Epidermis auch Pigmentzellkörper und nicht nur deren Ausläufer.
5. Wenn ich jetzt noch einmal auf die Bildungsstätte des Oberhautpigments zurückkomme, ob dieses nämlich in der Cutis oder in der Epidermis entstehe, so schliesse ich mich der Gruppe derjenigen Forscher an, die für eine exogene Bildung des Pigments sind. Auf Grund meiner Untersuchungen an

jüngeren Forellen, die mir deutliche von der Cutis zur Epidermis hin aufsteigende Pigmentausläufer zeigten, darf ich wohl die autochthone Pigmentbildung zurückweisen.

6. Hinsichtlich des chemischen Verhaltens des Pigments kann ich Krukenbergs Resultate bestätigen. Ich fand ebenso wie dieser, dass die Melanine Säuren und Alkalien gegenüber wenig resistent waren, aber von Alkohol, Aether, Chloroform und Xylol nicht angegriffen wurden. Dagegen wurden die Lipochrome, in diesem Falle das rothe Pigment, von Alkohol und Aether vernichtet, zeigten sich aber gegen Alkalien und Säuren sehr widerstandsfähig. —

L i t t e r a t u r.

1. Aeby, C. Die Herkunft des Pigments im Epithel. *Centrabl. für die medicin. Wiss.* Jahrg. 23, 1885, Nr. 16, pag. 273—275.
2. Bert, P. Sur le mécanisme et les causes de changement de couleur chez la Caméléon. *Compt. rend.* 1875, F. 81, pag. 938—941.
3. Biesiadecki. *Strickers Handbuch der Gewebelehre*, pag. 592.
4. Brücke, E. Ueber den Farbenwechsel der Chamäleonen. *Sitzber. der kaiserl. Akad. der Wiss.* B. 7, 1851.
5. Caspary. Ueber den Ort der Bildung des Hauptpigments. *Arch. für Derm. und Syph.* 1891.
6. Demiéville, P. Ueber die Pigmentflecke der Haut. *Arch. für path. Anat. und Phys.* B. 81, Heft 2, pag. 333—354.
7. Ehrmann, S. Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hauptpigments. *Arch. für Derm. und Syph.* Jahrg. 12, pag. 507—532.
8. Ehrmann, S. Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hauptpigments. *Vierteljahrsschrift für Derm. u. Syph.* 13. Jahrg. 1886, pag. 57.
9. Ehrmann, S. Zur Kenntniss von der Entwicklung und Wanderung des Pigments bei den Amphibien. *Arch. f. Derm. u. Syph.* Jahrg. 24, pag. 192—222.
10. Ehrmann, S. Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Versuchen am Farbenwechsel der Amphibien. *Arch. für Derm. und Syph.* Jahrg. 24, pag. 519.
11. Fischel, A. Ueber Beeinflussung der Pigmentirung durch Wärme und Licht. *Lotos*, Prag, 1896.

12. Flemming. Der Einfluss des Lichtes auf die Pigmentirung der Salamanderlarve. Arch. für mikroskop. Anat. B. 48.
13. Halpern. Ueber das Verhalten des Pigments in der Oberhaut des Menschen. Arch. für Derm. und Syph. Jahrg. 23.
14. Harless, E. Ueber die Chromatophoren des Frosches. Zeitschr. für wiss. Zool. B. V, 1854, pag. 372.
15. Harless, E. Untersuchung der Chromatophoren bei Loligo. Arch. für Naturgesch. 12. Jahrg., 1846, pag. 34.
16. Heincke, Fr. Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. Naturwiss. Ver. für Schleswig-Holstein. B. I., 3. Heft, pag. 255—267.
17. Jarisch, A. Ueber die Anatomie und Entwicklung des Oberhautpigments beim Frosche. Arch. für Derm. und Syph. Jahrg. 23, pag. 559—590.
18. Jarisch, A. Ueber die Bildung des Pigments in den Oberhautzellen. Arch. für Derm. und Syph. Jahrg. 24, pag. 223—234.
19. Joubin, L. Recherches sur la coloration du tégument chez les Céphalopodes. Arch. de Zool. expériment. 2 Série, vol. X 1892, pag. 237—304.
20. Kaposi. Ueber Pathogenese des Pigments und Entfärbung der Haut. Arch. für Derm. und Syph. 1891.
21. Karg. Ueber Hautpigment und Ernährung der Epidermis. Anat. Anz. 1887, Nr. 12, pag. 377—381.
22. Klemensiewicz. Beiträge zur Kenntniss des Farbenwechsels der Cephalopoden. Sitzber. der kais. Akad. der Wiss. B. 78, III. Abtlg., pag. 7, 1878.
23. Kodis. Epithel- und Wanderzelle in der Haut des Froschlarvenschwanzes. Arch. für Phys. und Anat., Physiolog. Abtlg. 1889.
24. Kölliker, A. Ueber die Entstehung des Pigments in den Oberhautgebilden. Zeitschr. für wiss. Zool. B. 45, Heft 4, pag. 713—720.
25. Kölliker, A. Histologisches über *Rhinocryptis annecteus*. Würzb. naturwiss. Zeitschr. B. I, 1860, pag. 11—19.
26. Krukenberg, C. F. W. Die Farbstoffe der Federn. Erste Mittheilg. Vergl. physiol. Stud. (Heidelberg), Reihe I, Abthlg. 5, pag. 72—99.
27. Krukenberg, C. F. W. Die Farbstoffe der Federn. Zweite Mittheilg. Vergl. physiol. Stud. (Heidelberg) Reihe II, Abthlg. 1, pag. 83 und 151.
28. Krukenberg, C. F. W. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben. Vergl. physiol. Vorträge B. I, Theil 3, pag. 83—184.

29. Krukenberg, C. F. W. Ueber die Mechanik des Farbenwechsels bei *Chamaeleon vulgaris*. Vergl. physiol. Stud. (Heidelberg), Reihe I, Abthlg. 3, pag. 23—65.
30. Krukenberg, C. F. W. Der Mechanismus des Chromatophorenspiels bei *Eledone moschata*. Vergl. phys. Stud. (Heidelberg), Reihe I, Abthlg. 1, pag. 1—37.
31. Leydig, Franz. Anatom. histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
32. Leydig, Franz. Zum Integument niederer Wirbelthiere. Biolog. Centralbl., XII. 1892, pag. 444.
33. Mertsching. Histolog. Studien über Keratohyalin und Pigment. Arch. für path. Anat. und Phys. B. 116, pag. 484—516.
34. Meyer Lothar. Ueber die Abhängigkeit der Gefässe und der Pigmentzellen beim Frosch von dem Nervenfluss. Arch. für path. Anat. und Phys. B. VI, 1854, pag. 581.
35. Meyerson. Zur Pigmentfrage. Arch. für path. Anat. und Phys. B. 118, pag. 197—207.
36. Müller, H. Bewegungserscheinungen an ramificirten Pigmentzellen in der Epidermis. Würzb. naturwiss. Zeitschr. B. I, 1860, pag. 164.
37. Phillipson, A. Ueber Hautpigment. Fortschr. der Med. Jahrg. 8, pag. 216—221.
38. Phisalix, C. Structure et Développement des Chromatophores chez les Céphalopodes. Arch. de Phys. norm. et pathol. 5 Serie, vol. 4, 1892, pag. 445—456.
39. Post, H. Ueber normale und patholog. Pigmentirung der Oberhautgebilde. Arch. für pathol. Anat. und Phys. B. 135, pag. 478—513.
40. Pouchet, M. G. Du rôle de nerfs dans les changements de coloration des poissons. Journ. de l'anatom. et de la physiol. norm. et path. 1872, pag. 71.
41. Prowazek, S. Beitrag zur Pigmentfrage. Zool. Anz. Jahrg. 23, 1900, pag. 477.
42. Reinke, Fr. Zellstudien. Arch. für mikr. Anat. B. 43, pag. 377—420.
43. Riehl, G. Zur Kenntniss des Pigments im menschlichen Haar. Arch. für Derm. und Syph. Jahrg. 11, pag. 33—39.
44. Rosenstadt, B. Studien über die Abstammung und Bildung des Hauptpigments. Arch. für mikr. Anat. B. 50, pag. 350—384.
45. Schneider, Carl C. Lehrbuch der vergl. Histologie. 1902, pag. 769.
46. Schwalbe. Ueber den Farbenwechsel winterweisser Thiere. Morphol. Arb. von G. Schwalbe. 1893, B. II.

47. v. Siebold. Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. 1863, pag. 17.
48. Simon, L. Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Bradypodiden. Inaug.-Diss. Bern, 1902.
49. Solger, B. Ueber pigmentirte Zellen und deren Centralmasse. Schrift des naturwiss. Ver. f. Neuvorpommern u. Rügen. 22. Jahrg., 1890, pag. 1—34.
50. Solger, B. Zur Structur der Pigmentzelle. Zool. Anz. Jahrg. 12, pag. 671—673.
51. Solger, B. Nachtrag zu dem Artikel: Zur Structur der Pigmentzelle. Zool. Anz. Jahrg. 13, pag. 93—94.
52. Solger, B. Zur Kenntniss der Pigmentzellen. Anat. Anz. Jahrg. 6, pag. 162—165.
53. Solger, B. Zur Kenntniss der Chromatophoren der Cephalopoden und ihrer Adnexa. Sonder-Abdruck aus dem Arch. für mikr. Anat. B. 53, 1898.
54. Stark, J. Ueber den Farbenwechsel bei Fischen. Isis von Oken. 1832, pag. 923—924.
55. Strong, R. M. The Development of the definitive Feather. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy. At Haward College. Vol. XV, Nr. 3.
56. Uexküll, J. v. Physiologische Untersuchungen an Eledone Moschata. Zeitschr. für Biolog. B. 28, pag. 550—556.
57. Unna. Das Pigment der Haut. Monatshefte für prakt. Derm. B. VIII, Nr. 8.
58. Virchow, R. Chromatophoren beim Frosch. Arch. für path. Anat. u. Phys. B. VI, 1854, pag. 266.
59. Wagner, R. Ueber das Farbenspiel, den Bau der Chromatophoren und das Athmen der Cephalopoden. Isis von Oken. 1833, pag. 159—161.
60. Zimmermann. Ueber die Theilung der Pigmentzellen, speziell der verästelten intraepithelialen. Arch. für mikr. Anat. B. 36.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Sagittalschnitt durch die seitliche Haut von Forelle I.
 Fig. 2. Sagittalschnitt durch die Rückenhaut von Forelle I.
 Fig. 2a wie 2 mit strahligen Pigmentausläufern.
 Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Haut der Bauchfläche von Forelle I.
 Fig. 4. Frontalschnitt durch die seitliche Haut von Forelle III.
 Fig. 5. Frontalschnitt durch die Rückenhaut von Forelle III.
 Fig. 6. Sagittalschnitt durch die Haut der Bauchfläche von Forelle III.
 Fig. 7. Frontalschnitt durch die seitliche Haut von Forelle IV.
 Fig. 8. Frontalschnitt durch die Rückenhaut von Forelle IV.
 Fig. 9. Sagittalschnitt durch die Haut der Bauchfläche von Forelle IV.
 Fig. 10. Sagittalschnitt durch die Haut der Bauchfläche von Forelle V.
 Fig. 11. Flächenschnitt durch einen rothen Punkt der Seitenfläche einer normal gefärbten Forelle.
-

Die Abkürzungen bedeuten:

- E. = Epidermis.
 C. = Cutis.
 Sch. = Schuppentasche.
 Pig. = Pigment.
 Chr. = Chromatophoren.
 St. = Strahlige Pigmentausläufer.
 L. = Lipochrome.
-